Vergleichende Untersuchungen zur Ultrastruktur der Peridermgranula in der embryonalen Wachtelhaut und -feder (*Coturnix coturnix*) *)

von

THOMAS HÜRTER

Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Köln

Peridermzellen bilden einen eigenständigen Zelltyp, der bisher nur für Organe ektodermaler Abstammung bei Reptilien (Alexander & Parakkal 1969), Vögeln (Kemp et al. 1974, Kischer 1963, Kuraitis & Bowers 1978, Matulionis 1970, Mottet & Jensen 1968, Sawyer et al. 1974) und Säugern (Bonneville 1968, Hanson 1947, Holbrook & Odland 1975, Krause et al. 1978, Lyne et al. 1970) beschrieben worden ist. Die Peridermzellen treten vornehmlich während der Embryonalzeit in teilungsaktiven Geweben (Haut, Federn) auf. Darüber hinaus finden sie sich in regenerierenden Zellkomplexen beim Federwechsel.

Die Existenz von Peridermgranula als zellspezifische Differenzierungen ist bis zur Einführung der Elektronenmikroskopie umstritten gewesen, da sie sich lichtmikroskopisch nicht von den Keratinvorstufen Trichohyalin und Keratohyalin unterscheiden lassen. Nunmehr besteht jedoch Einigkeit darüber, daß Peridermgranula wegen ihrer großen Osmiophilie und der netzförmigen Struktur als eigenständige Zelldifferenzierungen anzusehen sind.

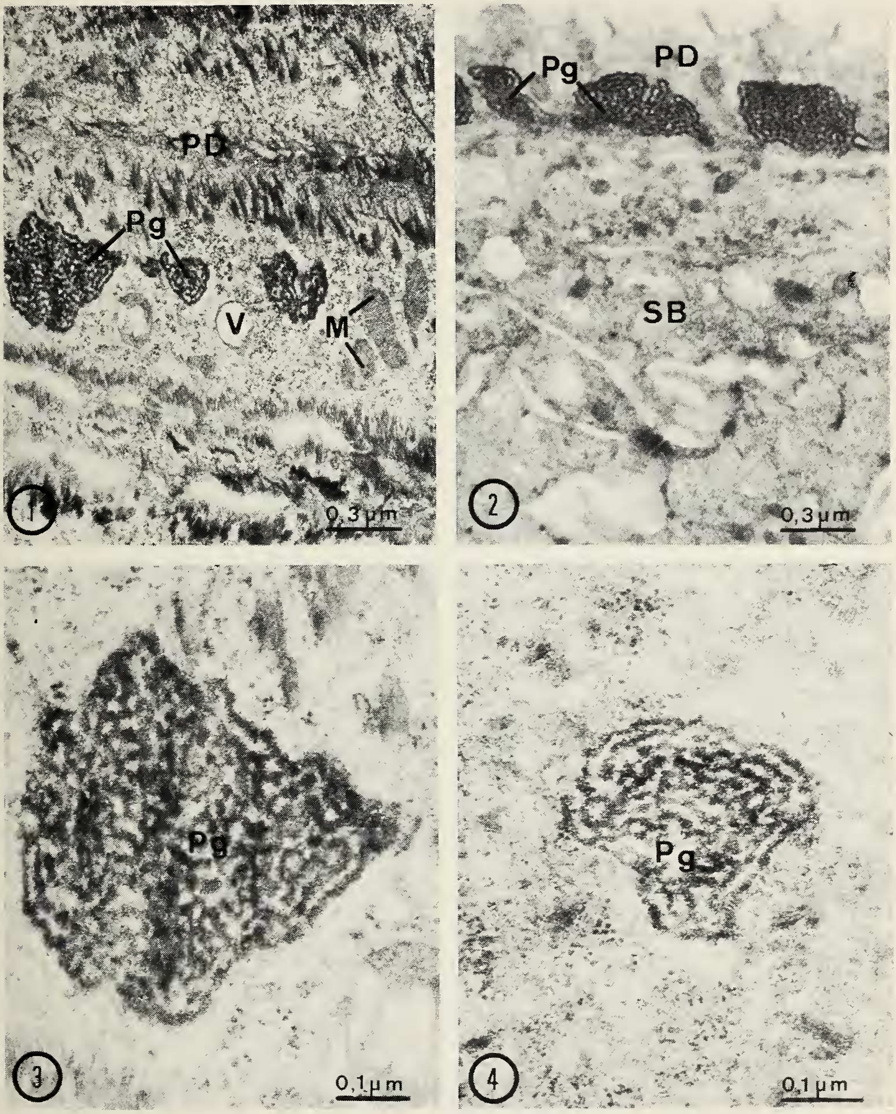
*) Die Herren Prof. Dr. J. Niethammer, Prof. Dr. N. Weissenfels und Prof. Dr. M. Hündgen haben die vorliegende Untersuchung angeregt und durch ihre Kritik gefördert. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft hat durch Sachmittel geholfen.

Abb. 1: Periderm einer embryonalen Dunenfederanlage. In der mittleren Zellschicht liegen polymorphe Peridermgranula zwischen intakten und vakuolär degenerierten Mitochondrien. Freie Ribosomen sind diffus verteilt, während Keratinfibrillen in Membrannähe quer zur Zellängsachse verlaufen.

Abb. 2: Periderm und Stratum basale der embryonalen Haut. In der äußersten Hautschicht befinden sich mehrere Peridermgranula. Ihre Form ist so variabel wie in der Feder. Gegenüber dem übrigen Zellplasma treten sie durch ihre hohe Osmiophilie hervor.

Abb. 3: Peridermgranulum aus der Federanlage. Die Dichte des Granulums variiert, weil filamentöse Substrukturen vermehrt Osmium eingelagert haben. Die Räume zwischen den Filamenten sind so hell wie das übrige Grundzytoplasma der Zelle.

Abb. 4: Peridermgranulum aus der Haut. In der Granulumperipherie erscheinen die Filamente spiralig oder konzentrisch geschichtet, während im Zentrum eine netzförmige Anordnung dominiert. Die Grenze des Granulums ist trotz der in unmittelbarer Nachbarschaft auftretenden Verdichtungen des Grundzytoplasmas scharf.



Kt Keratin
M Mitochondrium
PD Periderm
Pg Peridermgranulum
SB Stratum basale
V Vakuole

In dieser Arbeit wird nun erstmals der Versuch gemacht, Peridermzellen in zwei Geweben mit unterschiedlichem Bau und verschiedenartiger Funktion an einer Species vergleichend zu untersuchen. Auf diese Weise soll über die rein deskriptive Morphologie hinaus ein Zugang zum Verständnis der Funktion von Peridermgranula geschaffen werden.

Material und Methoden

Peridermzellen unterscheiden sich bei der Wachtel *(Coturnix coturnix)* bis zum 11. Embryonaltag nur durch ihre Lage von den übrigen Haut- und Federzellen (Hürter, a und b, im Druck). Sie treten erst deutlich hervor, wenn sie am 12. bzw. 13. Embryonaltag in der Dunenfederanlage bzw. Haut Peridermgranula bilden. Aus diesem Grunde wurden Gewebeblöckchen von 2 mm Kantenlänge erst an den genannten Tagen entnommen und in einer cacodylatgepufferten, 5 %igen Glutaraldehydlösung zwei Stunden fixiert. Die Nachfixation erfolgte in einer 2 %igen Osmiumtetroxydlösung. Nach der Dehydrierung in einer aufsteigenden Alkoholreihe wurden die Gewebeproben in Araldit eingebettet und auf einem Reichert Om U 2 geschnitten. Ultradünne Schnitte wurden mit Hilfe eines Zeiss EM 9 S–2 mikroskopiert.

Ergebnisse

Die Peridermzellen bilden sowohl in der Dunenfederanlage als auch in der Haut den äußeren Abschluß (Abb. 1 und 2). In der Haut ordnen sie sich zu einer einzigen lückenlosen Zellschicht an, während sie in der Federanlage ein mehrschichtiges Plattenepithel bilden.

Die Peridermzellen sind stets abgeflacht. Ihr diskusförmiger Kern drängt das ihm außen anliegende Zytoplasma hügelartig empor. Die Zelloberfläche wird sowohl in den Feder- als auch in den Hautperidermzellen durch Mikrovilli vergrößert.

Die Peridermzellen besitzen ein feingranuläres Grundzytoplasma mit großen Dichteunterschieden. Die zahlreichen freien Ribosomen und die kurzen Zisternen des Endoplasmatischen Retikulums sind unregelmäßig verteilt. Die Mitochondrien des Hautperiderms zeigen eine gut erhaltene Cristaestruktur und eine dichte Matrix. Im Federperiderm hingegen treten verschiedene Degenerationsformen auf, die bis zu einer Vakuolenbildung unter völliger Auflösung der Cristae reichen.

Die Peridermgranula verteilen sich in einer einschichtigen Lage über das gesamte Zytoplasma. Sie zeigen eine unterschiedliche Form und eine variable Ausdehnung. Die Peridermgranula bestehen aus filamentösen Untereinheiten, deren mittlerer Durchmesser etwa 20 nm beträgt (Abb. 3 und 4). In den äußeren Granulabezirken bilden die Filamente konzentrische oder spiralige Schichten, die an einigen Stellen durch Aufhellungen unter-

brochen sind. Im Zentrum besitzen die Peridermgranula eine netzförmige Textur, da die Filamente unterschiedlich ausgerichtet sind und untereinander zahlreiche Verbindungen eingehen. Jedes Filament besteht selbst wiederum aus zahlreichen granulären oder filamentösen Untereinheiten.

Die Peridermgranula sind in allen Fällen erheblich dichter als die randständigen Keratinfibrillen. Diese Eigenschaft ist allein auf die hohe Osmiophilie der Bereiche zurückzuführen, die im elektronenmikroskopischen Bild als Filamente hervortreten. Der Rest erscheint nämlich annähernd ebenso dicht wie das übrige Zellplasma.

Die hellen Bezirke eines Granulums bilden außen häufig mehrere Schichten mit einer Dicke von 15–35 mm, während sie im Zentrum fast ausschließlich punktförmig verteilt sind.

Diskussion

Peridermzellen sind bislang nur für die drei höchstentwickelten Wirbeltierklassen beschrieben worden. Bei Vögeln und Reptilien enthalten sie in allen Fällen Peridermgranula; in Säugern hingegen werden Peridermzellen lediglich wegen ihrer reichen Mikrovillibildung und dem weitgehenden oder völligen Fehlen von Horneinlagerungen als Zelltyp angesprochen (Bonneville 1968, Hanson 1947, Holbrock & Odland 1975, Krause et al. 1978, Lyne et al. 1970). Damit faßt der Begriff „Peridermzellen" also Zellen zusammen, die sich von der Lage her gleichen, bei denen aber charakteristische Unterschiede in der Feinstruktur auftreten.

Die Peridermgranula besitzen nach übereinstimmender Ansicht verschiedener Autoren (Kemp et al. 1974, Kischer 1963, Kuraitis & Bowers 1978, Matulionis 1970, Mottet & Jensen 1968) keine Ähnlichkeit mit den übrigen Zellorganellen. Sie bestehen nämlich wie im vorliegenden Fall aus einem Maschenwerk hoher Elektronendichte, in dem Fibrillen netz- oder membranartig miteinander verbunden sind. Man muß aufgrund dieser Eigentümlichkeit annehmen, daß Peridermgranula de novo und nicht aus dem Umbau vorhandener Zellorganellen entstehen.

Die Funktion der Peridermgranula bleibt unklar, weil die vorliegende Untersuchung keine Schlüsse auf Beziehungen zwischen diesen Zelldifferenzierungen und katabolen bzw. anabolen Prozessen zuläßt. Es besteht weder eine Verbindung zu degenerierenden Mitochondrien noch zu Keratinfibrillen. Aus diesen Gründen hat die bereits früher geäußerte Ansicht (Hürter, a und b, im Druck) Gültigkeit, daß Peridermzellen und damit auch Peridermgranula dem Schutze des Tieres dienen, bis verhornte Zellen an ihre Stelle treten. Diese funktionelle Gleichwertigkeit der Peridermzellen legt auch die Tatsache nahe, daß beide in Haut und Federanlage identisch gebaut sind.

Matulionis (1970) glaubt, daß Peridermgranula das Aufplatzen des Peridermzellverbandes erleichtern können. Dieser Annahme widerspricht allerdings die Feststellung Sawyers et al. (1974), daß Peridermzellen mit Granula auch in den Beinschuppen vorkommen, bei denen das Abstoßen dieser Zellen zur Erlangung der Funktionstüchtigkeit nicht nötig erscheint.

Von Kuraitis & Bowers (1978) wird aufgrund von histochemischen Untersuchungen an regenerierenden Federn eine weitere Funktion in Erwägung gezogen. Sie halten die Peridermgranula wegen ihres hohen Proteingehaltes für eine Art von Speicher, in dem unbrauchbares Eiweiß aufbewahrt werden kann. Diese Ansicht kann durch die eigenen Untersuchungen weder bestätigt noch widerlegt werden, jedoch sollte bedacht werden, daß die Funktion von Proteinen allein durch histochemische Verfahren nicht beurteilt werden kann.

Zusammenfassung

Die Peridermzellen in der embryonalen Haut und den Anlagen der Erstlingsdunen der Wachtel *(Coturnix coturnix)* sind mit Hilfe der Transmissionselektronenmikroskopie untersucht worden.

Im einschichtigen Hautperiderm enthält ebenso wie im mehrschichtigen Periderm einer Dunenfederanlage jede Zelle zahlreiche Peridermgranula von unterschiedlicher Form und Größe. Diese Peridermgranula bestehen aus membran- oder netzartig angeordneten Filamenten von etwa 20 nm Durchmesser und hellen Zwischenräumen. Die scharf begrenzten Peridermgranula besitzen keine Ähnlichkeit mit anderen Zellorganellen oder Keratineinlagerungen.

Summary

Peridermal cells of the embryonic skin and feather-germ of the quail *(Coturnix coturnix)* have been investigated with the aid of transmission electron microscopy.

Each cell of the one-layered periderm of the skin and the multi-layered periderm of the feather-germ contains many periderm granules of different forms and sizes. These periderm granules consist of membrane- or net-like strands with an average diameter of about 20 nm and light gaps. There is no similarity between periderm granules and other cell organelles or keratin fibrils.

Literatur

Alexander, N. J., & P. F. Parakkal (1969): Formation of α- and β-type keratin in lizard epidermis during the moulting cycle. – Z. Zellforsch. 101: 72–87.

Bonneville, M. A. (1968): Observations on epidermal differentiation in the fetal rat. – Am. J. Anat. 123: 147–164.

Hanson, J. (1947): The histogenesis of the epidermis in the rat and mouse. – J. Anat. 81: 174–197.

Holbrook, K. A., & G. F. Odland (1975): The fine structure of developing human epidermis: light, scanning, and transmission electron microscopy of the periderm. – J. Invest. Dermatol. 65: 16–38.

H ü r t e r, T. (a, im Druck): Die Entwicklung der embryonalen Haut bei der Wachtel *(Coturnix coturnix)*.

— (b, im Druck): Über die Entwicklung der Dunenfeder bei der Wachtel *(Coturnix coturnix)*.

K e m p, D. J., P. J. D y e r & G. E. R o g e r s (1974): Keratin synthesis during development of the embryonic chick feather. – J. Cell Biol. 62: 114–130.

K i s c h e r, C. W. (1963): Fine structure of the developing down feather. – J. Ultrastruct. Res. 8: 305–321.

K r a u s e, W. J., J. H. C u t t s & C. R. L e e s o n (1978): Postnatal development of the epidermis in a marsupial, *Didelphis virginiana*. – J. Anat. 125: 85–99.

K u r a i t i s, K. V., & R. R. B o w e r s (1978): An ultrastructural study of periderm granules in the regenerating feather of the jungle fowl. – Cell Tiss. Res. 192: 319–326.

L y n e, A. G., R. C. H e n r i k s o n & D. E. H o l l i s (1970): Development of the epidermis of the marsupial *Trichosurus vulpecula*. – Austr. J. biol. Sci. 23: 1067–1075.

M a t u l i o n i s, D. H. (1970): Morphology of the developing down feathers of chick embryos: A descriptive study at the ultrastructural level of differentiation and keratinization. – Z. Anat. Entwickl.-Gesch. 132: 107–157.

M o t t e t, N. K., & H. M. J e n s e n (1968): The differentiation of chick embryonic skin. – Exp. Cell Res. 52: 261–283.

S a w y e r, R. H., U. K. A b b o t t & G. N. F r y (1974): Avain scale development. 3. Ultrastructure of the keratinizing of the outer and inner epidermal surfaces of the scale ridge. – J. exp. Zool. 190: 57–70.

Anschrift des Verfassers: Dr. Thomas Hürter, Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Forschungsstelle für Hirnkreislaufforschung, 5000 Köln 91 (Merheim).